Vestnik zoologii, **46**(3): 259–267, 2012

УДК 599.426(477.75)

БИОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ОСТРОУХИХ НОЧНИЦ, *MYOTIS BLYTHII* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE), КРЫМА: ОДОНТОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

М. А. Гхазали, И. И. Дзеверин

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
ул. Богдана Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: ghazali.maria@gmail.com, dzeverin@izan.kiev.ua

Получено 29 сентября 2010
Принято 28 марта 2012

Биометрическая характеристика и таксономический статус остроухих ночниц *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae) Крыма: Одонтометрические признаки. Гхазали М. А., Дзеверин И. И. — Остроухих ночниц, *Myotis blythii*, обитающих на территории Крыма, различные исследователи сближали или с европейским подвидом *Myotis blythii oxygnathus*, или с переднеазиатским подвидом *M. b. omari*. По своим одонтометрическим признакам крымские остроухие ночницы занимают промежуточное положение между двумя подвидами, однако более сходны с подвидом *M. b. oxygnathus*.

Ключевые слова: *Myotis blythii oxygnathus*, *Myotis blythii omari*, зубы, изменчивость, Крым.

Biometrics and Taxonomic Status of *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae) from Crimea: Odontometric Characters. Ghazali M., Dzeverin I. — Crimean *Myotis blythii* were attributed by various researchers either to European subspecies, *M. b. oxygnathus*, or to Middle East subspecies, *M. b. omari*. Crimean *M. blythii* are intermediate between the two subspecies in their odontometric characters, however they are more similar to *M. b. oxygnathus*.

Key words: *Myotis blythii oxygnathus*, *Myotis blythii omari*, teeth, variation, Crimea.

Введение

Для территории Украины известно две географически обособленные группы остроухих ночниц — в Закарпатье и в Крыму. Исходя из данных по средней дальности миграций этого вида (Крочко, 1988), можно предполагать, что крымские остроухие ночницы полностью или частично изолированы от кавказских и закарпатских представителей вида. Обычно остроухих ночниц Кавказа относят к переднеазитскому подвиду *M. blythii omari* Thomas, 1906, закарпатских ночниц — к европейскому подвиду *M. b. oxygnathus* (Monticelli, 1885) (Стрелков, 1972; Дзеверин, 1995; Horáček et al., 2000; Газарян, 2006; Dzeverin, 2008; Дзеверин, Стрелков, 2008). По некоторым данным, *M. b. oxygnathus* распространены на Северном Кавказе от п-ова Абрау к востоку до Центрального Кавказа, а *M. b. omari* — предположительно, в юго-восточном Дагестане к северу от Махачкалы (Кожурина, 2009). Крымских ночниц ранее относили к азиатским, а не европейским ночницам (Огнев, 1928; Абелєнцев та ін., 1956), позднее — к подвиду *M. b. oxygnathus* (Стрелков, 1972). По размерам черепа остроухие ночницы Северного Кавказа близки к представителям переднеазиатского подвида *M. b. omari*, а по окраске — к представителям *M. b. oxygnathus* (Газарян, 2006).

По размерам и пропорциям черепа остроухие ночницы Крыма сходны с закарпатскими представителями вида (Стрелков, 1972; Дзеверин, 1995; Дзеверин, Гхазали, 2012). При этом крымские ночницы занимали промежуточное положение между молдавскими, балканскими и закарпатскими остроухими ночницами, последние были ближе к кавказским представителям вида (Дзеверин, Гхазали, 2012). Сравнение различий между этими группами остроухих ночниц по промерам зубов до сих пор не было проведено. Вместе с тем зубные признаки вполне успешно могут быть использова-

ны для описания изменчивости и таксономических различий в данной группе животных (Menu, Popelard, 1987; Benda, 1996; Ghazali, 2009). Цель нашего сообщения — уточнить таксономический статус крымских остроухих ночниц, основываясь на одонтометрических данных.

Материал и методы

Музейные коллекции

В работе использованы коллекции Зоологического музея Киевского университета, Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины (сборы Е. В. Годлевской; детальнее об этой выборке см.: Годлевская, 2003) и Зоологического музея Московского университета им. М. В. Ломоносова.

Выборка

В работе исследован 101 череп взрослых особей остроухих ночниц с полностью прорезавшимися зубами и заросшими черепными швами. Некоторые особи, возможно, являются полувзрослыми, но для анализа зубного аппарата это не имеет значения, поскольку у млекопитающих при прорезывании зубов разрушаются адамантобласты, клетки образующие эмаль (Карлсон, 1983), поэтому изменение размеров и формы коронки может происходить только за счет стирания. Для 86 животных пол обозначен на музейных карточках — среди них 52 самки и 34 самца, неизвестен пол у 15 особей. Вся совокупность остроухих ночниц была разделена на 3 региональные группы: Центральная Европа и Закарпатье (1), 23 экз.; Крымский полуостров (2), 65 экз.; Северный Кавказ (3), 13 экз. Согласно традиционному делению на подвиды (Стрелков, 1972; Дзеверин, 1995; Horáček et al., 2000) первая группа относится к подвиду *M. b. oxygnathus*, а последняя — к подвиду *M. b. omari*. Таксономическая принадлежность второй группы проверена в настоящем исследовании.

Признаки

В работе использованы продольные (le) и поперечные (br) промеры всех зубов ночниц: резцов (i), клыков (c), премоляров (p) и моляров (m). У моляров измерялись две ширины — по тригониду (brTrd) и талониду (brTad). Обозначения верхних и нижних зубов различаются по расположению относительно наклонной линии: “/” после цифры обозначает верхние зубы (напр., i1/), перед цифрой — нижние (напр., i/1). Измерения проведены по методикам Б. Сиже (Sige, 1968) и Р. Циглера (Ziegler, 2003) на правой и левой стороне черепа и нижней челюсти. Погрешность измерения этих признаков сравнительно невелика, поэтому они вполне могут быть использованы для анализа межгрупповых различий. Один и тот же промер, снятый на правой и на левой сторонах черепа при определении дистанций Махаланобиса между региональными группами, мы рассматривали как два разных признака (Фолконер, 1985). В анализе главных компонент и при тестировании принадлежности крымской группы к тому или иному подвиду были использованы только правые промеры. Всего снято 82 промера. Все измерения выполнены с помощью окуляр-микрометра бинокулярного микроскопа (МБС−10) и приведены в миллиметрах. Пропуски в данных вследствие повреждения черепов составили 7−20 % общего количества измерений и были восполнены с помощью метода ожидания — максимизации (EM-algorithm: Little, Rubin, 1987) в ходе 25 итераций.

Вклад половых различий в одонтометрическую изменчивость остроухих ночниц незначителен, поэтому изучаемые выборки не были разделены по половой принадлежности (результаты не приведены; ср.: Dzeverin, 2008).

Статистика

Использованы стандартные методы описательной статистики, анализа главных компонент и дискриминантного анализа (Айвазян и др., 1989; Дерябин, 1983; Лакин, 1990). Различия между группами оценены по совокупности признаков с помощью многомерных методов. Взаимные зависимости между признаками в развитии зубного аппарата прослежены с помощью главных компонент. Для построения главных компонент значения признаков были логарифмированы (мы использовали десятичные логарифмы). Главные компоненты вычислены на основе ковариационной матрицы; измерены факторные координаты признаков и особей. Для оценки региональных различий мы использовали квадраты дистанций Махаланобиса (их уровни значимости определены посредством аппроксимации распределением Фишера), а для проверки гипотез о статусе крымских остроухих ночниц — дискриминантный анализ. Математически наиболее экономное описание различий между закарпатской и кавказской группировками получено в виде канонической функции. Для сравнения частот ошибочных определений использован двусторонний точный тест Фишера.

Результаты

Базовые статистические характеристики размеров зубов остроухих ночниц из разных регионов приведены в таблице 1 к статье, результаты анализа главных компонент проиллюстрированы рисунками 1 и 2. Первая главная компонента

Таблица 1. Базовые статистические характеристики *Myotis blythii* из разных регионов
Table 1. Descriptive statistics for *Myotis blythii* from different regions

Промер	(1)			(2)			(3)			(1)			(2)			(3)		
	Левая*			Левая*			Левая*			Правая*			Правая*			Правая*		
	N	M	SD	N	M	SD	N	M	SD	N	M	SD	N	M	SD	N	M	SD
i1/le	47	0,71	0,057	20	0,75	0,053	13	0,73	0,056	48	0,71	0,063	20	0,75	0,044	13	0,76	0,062
i2/le	50	0,72	0,088	22	0,73	0,091	13	0,81	0,067	48	0,73	0,080	22	0,73	0,090	13	0,80	0,107
c1/le	46	1,55	0,080	22	1,57	0,095	13	1,65	0,095	45	1,53	0,080	23	1,52	0,082	13	1,60	0,125
p2/le	53	0,76	0,056	23	0,76	0,065	13	0,81	0,042	52	0,78	0,065	23	0,78	0,052	13	0,88	0,152
p3/le	53	0,65	0,053	23	0,64	0,046	13	0,70	0,069	52	0,67	0,055	23	0,64	0,063	13	0,71	0,040
p4/le	53	1,44	0,104	23	1,47	0,088	13	1,50	0,128	53	1,41	0,112	23	1,48	0,091	13	1,44	0,143
m1/le	54	2,21	0,096	23	2,08	0,091	13	2,23	0,044	53	2,20	0,095	23	2,10	0,096	13	2,23	0,059
m2/le	54	2,13	0,095	23	2,12	0,077	13	2,22	0,093	52	2,13	0,086	23	2,08	0,088	13	2,23	0,088
m3/le	51	0,97	0,062	23	1,02	0,042	13	1,01	0,042	48	0,98	0,060	23	1,03	0,047	13	1,01	0,036
i1/br	47	0,52	0,093	21	0,52	0,068	13	0,55	0,048	48	0,52	0,061	21	0,55	0,050	13	0,55	0,083
i2/br	50	0,77	0,055	22	0,75	0,060	13	0,78	0,038	49	0,77	0,060	21	0,77	0,049	13	0,79	0,049
c1/br	45	1,25	0,079	22	1,27	0,053	13	1,27	0,060	43	1,26	0,084	23	1,24	0,061	13	1,32	0,063
p2/br	53	0,84	0,051	23	0,83	0,054	13	0,90	0,052	52	0,84	0,064	23	0,82	0,052	13	0,90	0,054
p3/br	52	0,62	0,046	23	0,61	0,040	13	0,63	0,067	53	0,63	0,066	22	0,62	0,059	13	0,63	0,097
p4/br	53	1,20	0,093	23	1,16	0,082	13	1,22	0,043	53	1,21	0,083	23	1,14	0,096	13	1,24	0,040
m1/br	54	1,75	0,073	23	1,77	0,082	13	1,87	0,075	53	1,75	0,078	23	1,78	0,089	13	1,91	0,064
m2/br	54	2,09	0,105	23	2,12	0,090	13	2,24	0,068	52	2,11	0,101	23	2,14	0,107	13	2,28	0,072
m3/br	53	1,96	0,118	23	2,01	0,098	13	2,10	0,106	48	1,98	0,126	23	2,02	0,099	13	2,17	0,088
i/1le	51	0,66	0,064	21	0,69	0,075	13	0,74	0,030	48	0,65	0,068	21	0,72	0,051	13	0,71	0,062
i/2le	53	0,74	0,048	22	0,76	0,045	13	0,80	0,035	51	0,73	0,050	23	0,78	0,042	13	0,79	0,046
i/3le	54	0,73	0,052	23	0,72	0,058	13	0,77	0,052	51	0,73	0,058	23	0,71	0,047	13	0,78	0,053
c/1le	47	1,17	0,104	23	1,16	0,099	13	1,24	0,077	47	1,13	0,104	23	1,16	0,074	13	1,26	0,067
p/2le	55	0,89	0,056	23	0,87	0,050	13	0,97	0,047	55	0,89	0,057	23	0,86	0,048	13	0,98	0,025
p/3le	54	0,70	0,048	23	0,72	0,058	13	0,78	0,052	56	0,71	0,057	22	0,70	0,061	13	0,79	0,042
p/4le	58	1,22	0,078	23	1,21	0,057	13	1,34	0,067	56	1,21	0,087	23	1,21	0,049	13	1,31	0,062
m/1le	58	2,02	0,080	23	1,97	0,078	13	2,13	0,056	58	2,03	0,079	23	2,00	0,096	13	2,13	0,043
m/2le	58	2,06	0,072	23	2,01	0,068	13	2,20	0,035	57	2,06	0,078	23	2,02	0,065	13	2,19	0,051
m/3le	58	1,83	0,073	23	1,81	0,072	13	1,89	0,068	57	1,83	0,064	23	1,81	0,076	13	1,92	0,078
i/1br	51	0,29	0,042	21	0,30	0,040	13	0,27	0,026	48	0,28	0,040	21	0,30	0,033	13	0,28	0,033
i/2br	53	0,39	0,055	22	0,40	0,065	13	0,44	0,042	51	0,39	0,058	23	0,37	0,058	13	0,44	0,036
i/3br	54	0,66	0,049	23	0,69	0,068	13	0,67	0,043	51	0,66	0,057	23	0,68	0,042	13	0,68	0,039
c/1br	46	1,23	0,053	23	1,22	0,060	13	1,26	0,034	46	1,24	0,058	23	1,22	0,047	13	1,26	0,034
p/2br	54	0,91	0,055	23	0,90	0,067	13	0,94	0,051	54	0,90	0,063	23	0,89	0,054	13	0,90	0,032
p/3br	53	0,85	0,049	23	0,85	0,074	13	0,89	0,045	55	0,85	0,053	22	0,85	0,046	13	0,86	0,028
p/4br	56	0,96	0,074	23	0,93	0,075	13	0,98	0,044	57	0,96	0,062	23	0,93	0,055	13	0,93	0,038
m/1brTrd	58	1,25	0,096	23	1,21	0,083	13	1,27	0,053	58	1,26	0,100	23	1,20	0,062	13	1,24	0,042
m/1brTad	58	1,48	0,089	23	1,42	0,096	13	1,50	0,075	58	1,49	0,084	23	1,43	0,054	13	1,48	0,056
m/2brTrd	58	1,39	0,101	23	1,36	0,087	13	1,42	0,052	57	1,41	0,097	23	1,36	0,073	13	1,36	0,042
m/2brTad	58	1,51	0,092	23	1,49	0,084	13	1,53	0,083	57	1,52	0,082	23	1,48	0,054	13	1,50	0,048
m/3brTrd	58	1,28	0,093	23	1,27	0,092	13	1,28	0,032	57	1,27	0,080	23	1,28	0,062	13	1,25	0,038
m/3brTad	58	0,82	0,071	23	0,87	0,085	13	0,82	0,080	56	0,82	0,079	23	0,87	0,065	13	0,81	0,065

Условные обозначения: N — количество особей; M — среднее значение; SD — стандартное отклонение; * — левая и правая сторона тела. Обозначения промеров и региональных групп см. в разделе «Материал и методы».

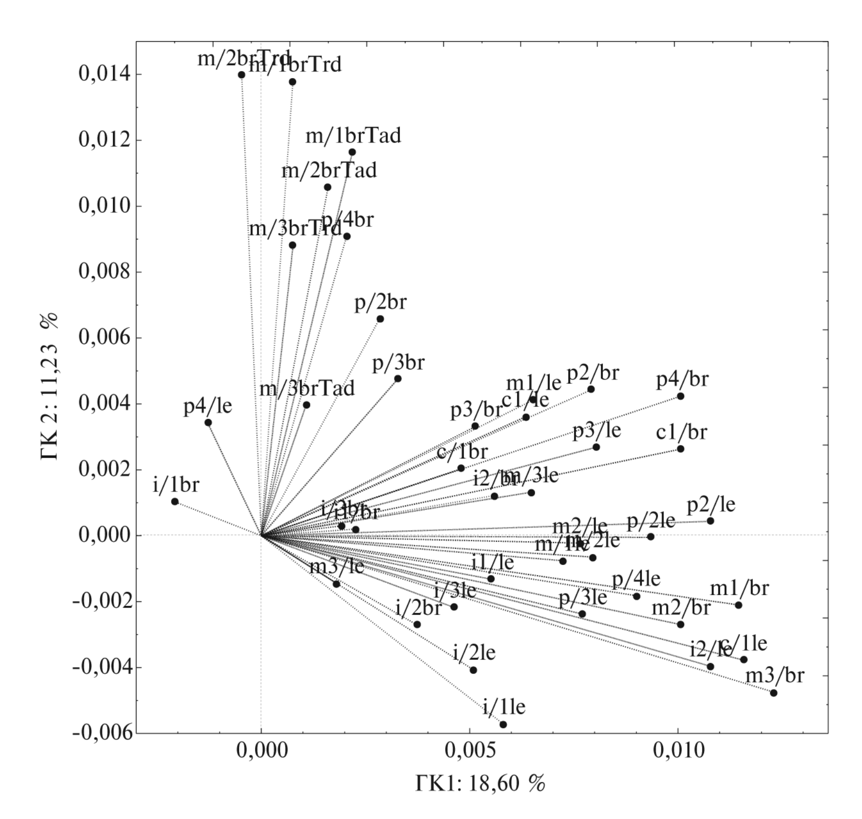


Рис. 1. Расположение признаков в пространстве первых двух главных компонент — ГК1 и ГК2.

Fig. 1. Projection of the characters on the factor-plane (PC1 versus PC2).

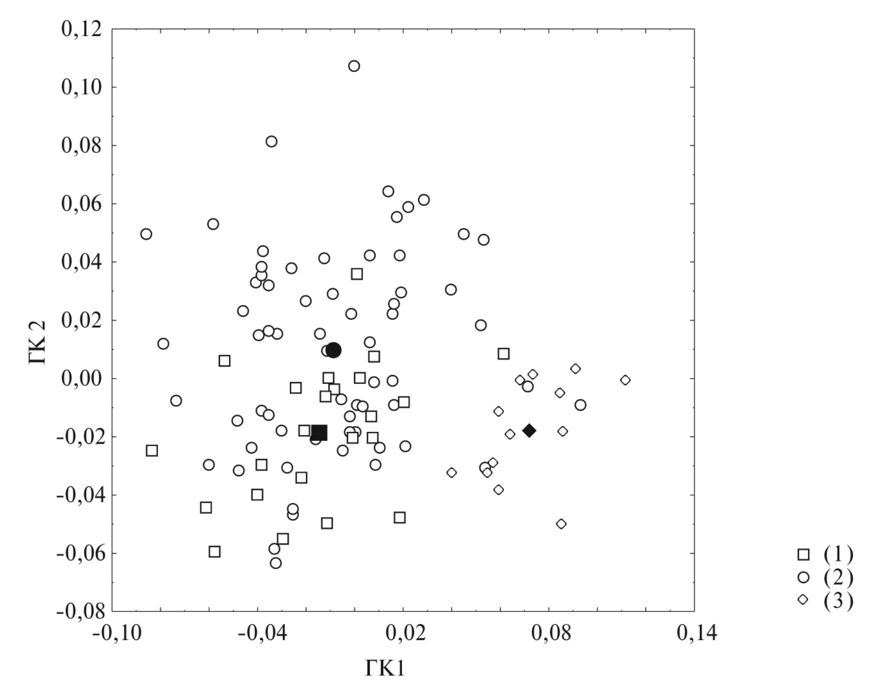


Рис. 2. Расположение особей в пространстве первых двух главных компонент — ГК1 и ГК2. Обозначения региональных групп (1) — (3) см. в разделе «Материал и методы». Чёрные значки — центры соответствующих групп.

Fig. 2. Bivariate scatterplot of PC1 and PC2 values for the studied specimens. Regional groups (1) — (3) are defined in "Material and Methods" section. Filled labels denote the corresponding group centroids.

Таблица 2. Дистанции Махаланобиса между региональными группами остроухих ночниц: ниже диагонали — квадраты дистанций Махаланобиса, выше — уровни значимости.

Table 2. Pairwise squared Mahalanobis distances between regional groups of *Myotis blythii*. Squared Mahalanobis distances are in the lower triangle, levels of significance are in the upper triangle.

Регион	Промеры верхних зубов			Промеры нижних зубов		
	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)
(1)	–	< 0,001	0,001	–	< 0,001	< 0,001
(2)	11,35	–	0,002	19,13	–	< 0,001
(3)	16,85	13,09	–	50,20	25,55	–

Обозначения региональных групп (1) — (3) см. в разделе «Материал и методах».

(ГК1), скорее всего, связана в большей или меньшей степени с общими размерами зубов; доля объясненной дисперсии довольно низкая (18,60 %), но большинство признаков связаны с ней сходным образом (рис. 1): при увеличении значений этой компоненты увеличиваются и размеры почти всех зубов. По координатам второй главной компоненты (ГК2, объясняет 11,23 % дисперсии) поперечные промеры нижних моляров отличаются от остальных признаков: с увеличением их размеров значения компоненты также увеличиваются. По ГК1 вместе группируются закарпатские и крымские представители вида (рис. 2), тогда как по ГК2 крымские ночницы достоверно отличаются от двух других групп ($p < 0,01$).

При анализе отдельно верхних и нижних зубов (табл. 2) все три группы значимо отличаются, причем крымские остроухие ночницы по средним значениям канонических переменных, построенных по каждой из двух групп признаков, занимают промежуточное положение (рис. 3, 4), в то время как разброс значений этих переменных у особей крымских ночниц весьма велик и перекрывает разбросы индивидуальных значений, обнаруженные у закарпатской и кавказской групп (рис. 3, 4).

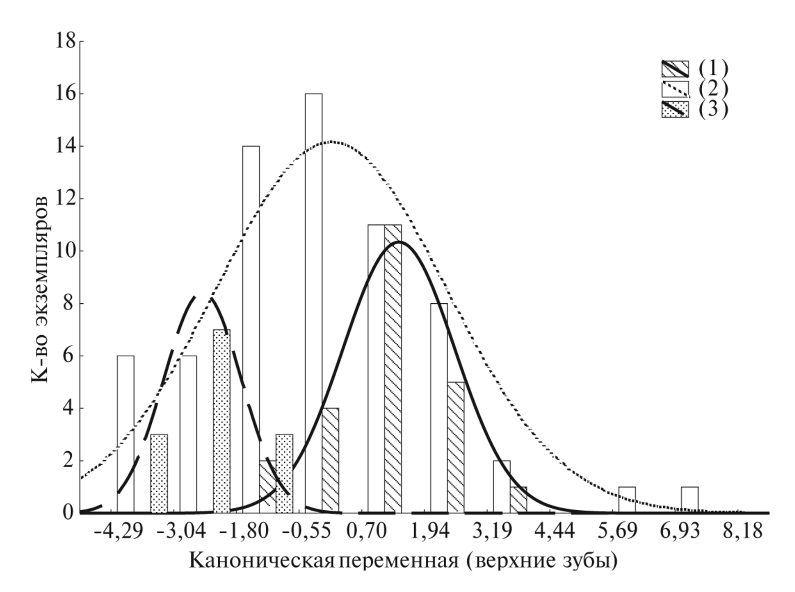


Рис. 3. Аппроксимация нормальным распределением значений канонической переменной верхних зубов *M. blythii*. Обозначения региональных групп (1) — (3) см. в разделе «Материал и методы».

Fig. 3. Canonical variate values obtained for the upper teeth characters in the studied specimens. Normal distribution fitting is shown. Regional groups (1) — (3) are defined in “Material and Methods” section.

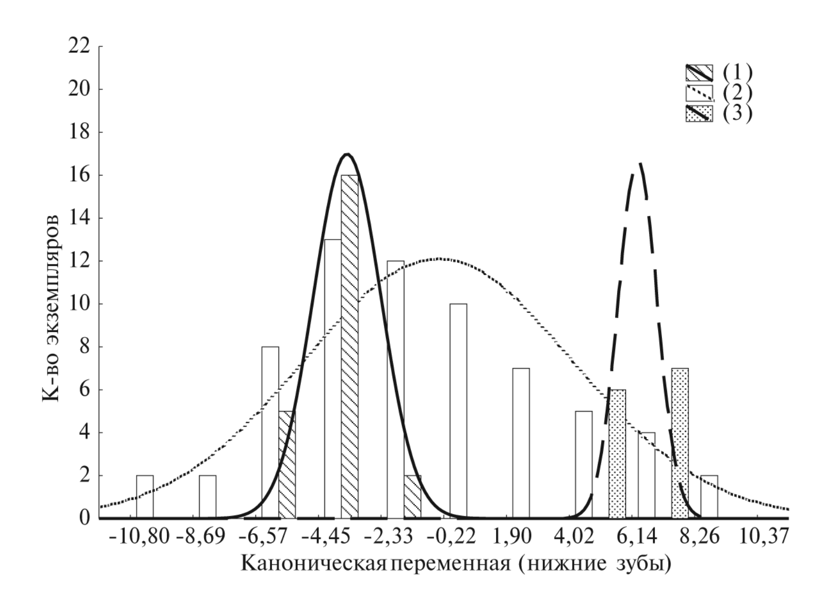


Рис. 4. Аппроксимация нормальным распределением значений канонической переменной нижних зубов *M. blythii*. Обозначения региональных групп (1) — (3) см. в разделе «Материал и методы».

Fig. 4. Canonical variate values obtained for the lower teeth characters in the studied specimens. Normal distribution fitting is shown. Regional groups (1) — (3) are defined in "Material and Methods" section.

Таблица 3. Результаты дискриминантного анализа и проверки тестовой выборки
Table 3. Discriminant function analysis and the testing results

Регион	Промеры верхних зубов			Промеры нижних зубов		
	(1)	(3)	%	(1)	(3)	%
	p = 0,64	**p = 0,36**		**p = 0,64**	**p = 0,36**	
(1)	22	1	95,7	23	0	100
(3)	0	13	100	0	13	100
Всего	22	14	97,2	23	13	100
Тест: (2)	40	25	61,5	44	21	67,7
	p = 0,50	**p = 0,50**		**p = 0,50**	**p = 0,50**	
(1)	21	2	91,2	23	0	100
(3)	0	13	100	0	13	100
Всего	21	15	94,4	23	13	100
Тест: (2)	39	26	60,0	44	21	67,7

Условные обозначения: р — априорная вероятность принадлежности особи к подвиду; % — процент правильно определенных, для тестовой выборки — отнесенных к группе (1).

В ходе дискриминантного анализа региональных групп все крымские животные были отнесены к тестовой выборке. Классификация закарпатских и кавказских ночниц оказалась успешной более, чем в 90 % случаев по промерам верхних зубов и 100 % — по промерам нижних зубов. Частота ошибочных определений рассчитана, исходя из априорной вероятности принадлежности особи к той или иной группе, двумя методами — (а) априорная вероятность была принята одинаковой для обеих групп и (б) априорная вероятность каждой группы была принята равной частоте особей этой группы в изученной выборке (табл. 3). Сравнение этих частот не показало достоверных отличий между результатами применения этих двух алгоритмов (уровень значимости превышал 0,5).

Обсуждение

Соотношение между региональными группами, которое наблюдали в анализе краниометрической изменчивости (Дзеверин, Гхазали, 2010) лишь в малой степени согласуется с результатами анализа зубных признаков. Вместо того чтобы войти в одну группу с закарпатскими животными (как это произошло при исследовании черепных признаков), остроухие ночницы Крыма располагаются между двумя подвидами — *M. b. oxygnathus* и *M. b. omari*, при этом общий диапазон изменчивости их зубов перекрывает диапазоны изменчивости обеих групп. Впрочем, несоответствие результатов биометрического описания черепа и зубного аппарата вполне ожидаемо. Как было показано для хищных, в целом зубные признаки более изменчивы и обычно формируют единый кластер признаков, отличный от промеров черепа (Dayan et al., 2002). Бóльшая изменчивость меньших по размеру структур — это чаще всего математический артефакт (Lande, 1977), однако наблюдаемая повышенная изменчивость одонтометрических признаков лишь отчасти может быть объяснена их меньшими размерами (Dayan et al., 2002). Описаны мозаичные особи, по значениям зубных признаков сходные с *M. b. oxygnathus*, а по размерам черепа и нижней челюсти — с близкородственным видом большой ночницей, *M. myotis* (Borkhausen 1797), (Bachanek, Postawa, 2010).

Крымские остроухие ночницы географически обособлены от других популяций данного вида, о путях их миграций ничего не известно. Однако имеются данные о том, что остроухая ночница способна к миграциям на расстояния до 250 км (Крочко, 1988). Поскольку основные крымские колонии обитают в Крымских горах и на Керченском п-ове (Годлевская, 2003; Годлевская, Гхазали, 2009), на расстоянии 500—600 км от ближайших точек находок за пределами Крыма (на территории Молдавии и Краснодарского края: Лозан, Скворцов, 1965; Бондаренко, 2006; Газарян, 2006; Кожурина, 2009), закономерно возникает вопрос о путях формирования крымской популяции.

Современные представления об эволюционной истории европейских популяций остроухой ночницы, *M. blythii*, а также филогенетически близкого вида — большой ночницы, *M. myotis* — основаны на палеонтологических и молекулярно-генетических данных (Стрелков, 1972; Arlettaz et al., 1997; Bogdanowicz et al., 2009). Результаты исследования митохондриальной ДНК остроухих ночниц из крымской популяции позволили предположить, что именно в Крыму сохранилась реликтовая популяция вида, чей гаплотип наименее изменен, и которая в наименьшей степени испытала влияние гибридизации (Bogdanowicz et al., 2009). Современные близкородственные виды *M. myotis* и *M. blythii* сформировались, по всей видимости, в плейстоцене Европы, когда вследствие наступления ледников распался ранее целостный ареал предкового вида (Arlettaz et al., 1997). В разгар ледникового периода предки остроухих и больших ночниц могли выжить в изолированных рефугиумах в южной Европе, в частности в Крыму, на Балканском, Аппенинском и Пиренейском п-овах (Bogdanowicz et al., 2009). После отступления ледников контакты между обособившимися популяциями возобновились, и некоторая часть особей из крымской популяции мигрировала на запад до Карпат, где смешалась с остроухими ночницами, пришедшими с Балкан, а часть (менее многочисленная) — на Кавказ, где происходило формирование переднеазиатского подвида *M. b. omari* (Bogdanowicz et al., 2009). С течением времени контакт между региональными группами, по-видимому, прервался. В настоящее время эти группы полностью или частично изолированы друг от друга, а в Крыму сохранилась генетически наиболее примитивная популяция остроухих ночниц (Bogdanowicz et al., 2009).

Масштабы различий в значениях краниометрических и одонтометрических признаков между европейской остроухой ночницей и большой ночницей оказались — учитывая время, прошедшее после разделения этих видов, — неожиданно низкими (Гхазали, Дзеверин, 2007; Dzeverin, 2008; Ґхазалі, Дзеверін, 2010; Dzeverin, Ghazali, 2012). Судя по всему, дивергенция этих форм была замедлена действием стабилизирующего и корреляционного отбора. Другим фактором, препятствующим дивергенции остроухой и большой ночниц, могла стать гибридизация (Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009). Однако, во-первых, даже в отсутствие каких-либо изолирующих механизмов гибридизация не является достаточно эффективным фактором, препятствующим дивергенции (Lande, 1980). Во-вторых, судя по имеющимся данным (Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009), гибридизация остроухой и большой ночниц происходит крайне редко. Следовательно, какие-то изолирующие механизмы в ходе дивергентной эволюции, по-видимому, сформировались. Видообразование в данном случае происходило, по всей вероятности, медленно и постепенно, не дойдя к настоящему времени до завершения. Время и механизмы дивергенции европейской и переднеазиатской остроухих ночниц нуждаются в отдельном исследовании.

Несмотря на то что по одонтометрическим признакам крымские остроухие ночницы занимают промежуточное положение между закарпатскими и кавказскими, нельзя сказать, что они равноудалены от обеих этих групп. Несомненно, крымские остроухие ночницы более сходны с закарпатскими, чем с кавказскими. По ГК1 (то есть, по наиболее выраженному тренду изменчивости) крымские ночницы группируются вместе с закарпатскими, и, принимая во внимание сходство в размере черепа (Дзеверин, Гхазали, 2012), они должны быть отнесены к подвиду *M. b. oxygnathus*. Отличия закарпатских и крымских животных касаются, в частности, поперечных промеров нижних зубов, в первую очередь моляров.

Следует отметить, что изменчивость зубного аппарата подвидов остроухих ночниц до сих пор изучена слабо. Для построения значимых филогенетических гипотез необходимы более подробные исследования летучих мышей других регионов.

Мы благодарны администрациям и сотрудникам зоологических музеев за возможность работать с коллекциями рукокрылых. Мы признательны В. Богдановичу, С. В. Газаряну, Е. В. Годлевской, Е. И. Кожуриной, С. В. Крускопу, В. Н. Пескову и Т. Поставе за обсуждение работы и ценные комментарии.

Абелєнцев В. І., Підоплічко І. Г., Попов Б. М. Загальна характеристика ссавців. Комахоїдні, кажани. — К. : Вид-во АН УРСР, 1956. — 448 с. — (Фауна України ; Т. 1. Ссавці, вип. 1).

Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности : Справочное издание. — М. : Финансы и статистика, 1989. — 608 с.

Бондаренко А. М. Фауна рукокрылых Кицканского леса (Молдова, Приднестровье) // Plecotus et al. — 2006. — **9**. — С. 18–24.

Газарян С. В. К вопросу о таксономическом статусе крупных ночниц Кавказа // Проблемы экологии горных территорий: Сборник научных трудов. — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2006. — С. 25–31.

Годлевская Е. В. Сведения о рукокрылых Керченского полуострова (Крым) // Plecotus et al. — 2003. — **6**. — С. 29–36.

Годлевская Е. В., Гхазали М. А. Новые находки рукокрылых (Chiroptera) на территории Донецкой области (Украина) // Вестн. зоологии. — 2009. — **43**, № 5. — С. 470.

Гхазали М. А., Дзеверин И. И. Механизмы дивергенции остроухой (Myotis blythii) и большой (Myotis myotis) ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae): оценка по мандибулярным признакам // Plecotus et al. — 2007. — **10**. — С. 3–13.

Ґхазалі М. А., Дзеверін І. І. Оцінка швидкості дивергентної еволюції верхніх зубів у близьких видів нічниць Myotis blythii та M. myotis (Chiroptera, Vespertilionidae) // Вестн. зоологии. — 2010. — **44**, № 4. — С. 317–326.

Дерябин В. Е. Многомерная биометрия для антропологов. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 228 с.

Дзеверин И. И. Краниометрическая изменчивость остроухих ночниц Myotis blythi (Chiroptera, Vespertilionidae) // Зоол. журн. — 1995. — **74**, вып. 7. — С. 82–95.
Дзеверин И. И., Гхазали М. А. Биометрическая характеристика и таксономический статус остроухих ночниц, Myotis blythii (Chiroptera, Vespertilionidae) Крыма: размеры и форма черепа // Вестн. зоологии. — 2012. — **46**, .№ 1. — С. 59–67.
Дзеверин И. И., Стрелков П. П. Таксономический статус остроухих ночниц (Myotis blythii, Chiroptera, Vespertilionidae) с Алтая // Зоол. журн. — 2008. — **87**, вып. 8. — С. 973–982.
Карлсон Б. Основы эмбриологии по Пэттену. : Пер. с англ. — М. : Мир, 1983. — Т. 2. — С. 117–125.
Кожурина Е. И. Конспект фауны рукокрылых России: систематика и распространение // Plecotus et al. — 2009. — **11–12**. — С. 71–105.
Крочко Ю. И. Миграции рукокрылых Украинских Карпат // Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат. — МОИП, Ужгородское отд. — Ужгород, 1988. — С. 173–180.
Лакин Г. Ф. Биометрия : Учеб. пособие для биол. спец. вузов. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.
Лозан М. Н., Скворцов В. Г. О зимовках летучих мышей в Молдавии // Зоол. журн. — 1965. — **44**, вып. 6. — С. 941–943.
Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 1. Насекомоядные и летучие мыши. — М. ; Л. : Госиздат, 1928. — XVI+631 с.
Стрелков П. П. Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц // Acta Theriologica. — 1972. — **17**, fasc. 28. — С. 355–380.
Фолконер Д. С. Введение в генетику количественных признаков : Пер. с англ. — М. : Агропромиздат, 1985. — 487 с.
Arlettaz R., Ruedi M., Ibañez C. et al. A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat species Myotis myotis and Myotis blythii: morphological, genetical and ecological evidence // J. Zoology (London). — 1997. — **242**, N 1. — P. 45–62.
Bachanek J., Postawa T. Morphological evidence for hybridization in the sister species Myotis myotis and Myotis oxygnathus (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Carpathian Basin // Acta Chiropterologica. — 2010. — **12**, N 2. — P. 439–448.
Benda P. K použitelnosti některých kraniálních kritérií pro určování netopýra velkého (Myotis myotis) a netopýra východního (Myotis blythi) // Lynx, n. s. — 1996. — **27**. — P. 5–12.
Berthier P., Excoffier L., Ruedi M. Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species Myotis myotis and Myotis blythii // Proceedings of the Royal Society B. — 2006. — **273**. — P. 3101–3109.
Bogdanowicz W., Van Den Bussche R. A., Gajewska M. et al. Ancient and contemporary DNA sheds light on the history of mouse-eared bats in Europe and the Caucasus // Acta Chiropterologica. — 2009. — **11**, N 2. — P. 289–305.
Dayan T., Wool D., Simberloff D. Variation and covariation of skulls and teeth: modern carnivores and the interpretation of fossil mammals // Paleobiology. — 2002. — **28**, N 4. — P. 508–526.
Dzeverin I. The stasis and possible patterns of selection in evolution of a group of related species from the bat genus Myotis (Chiroptera, Vespertilionidae) // J. Mammalian Evolution. — 2008. — **15**, N 2. — P. 123–142.
Dzeverin I., Ghazali M. Evolutionary mechanisms affecting the multivariate divergence in some Myotis species (Chiroptera, Vespertilionidae) // Evolutionary Biology. — 2010. — **37**, N 2–3. — P. 100–112.
Ghazali M. A. Identification of Myotis blythii and M. myotis (Chiroptera, Vespertilionidae) from Eastern Europe based on the measurements of lower teeth // Vestnik zoologii. — 2009. — **43**, N 5. — P. 403–408.
Horáček I., Hanák V., Gaisler J. Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review // Proc. 8th EBRS, V. 1. — Krakyw : Chiropterological Information Center, 2000. — P. 11–157.
Lande R. On comparing coefficients of variation // Systematic Zoology. — 1977. — **26**, N 2. — P. 214–217.
Lande R. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation // The American Naturalist. — 1980. — **116**, N 4. — P. 463–479.
Little R. J. A., Rubin D. B. Statistical analysis with missing data. — New York ; Chichester ; Brisbane ; Toronto ; Singapore : John Wiley & Sons, 1987. — 278 p.
Menu H., Popelard J.-B. Utilisation des caracteres dentaires pour la determination des vespertilioninés de l'ouest européen // Le Rhinolophe. — 1987. — **4**. — P. 1–89.
Sigé B. Les chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. I. Étude systématique // Palæovertebrata. — 1968. — **1**, fasc. 3. — P. 65–133.
Ziegler R. Bats (Chiroptera, Mammalia) from Middle Miocene karstic fissure fillings of Petersburch near Eichstätt, Southern Franconian Alb (Bavaria) // Geobios. — 2003. — **36**. — P. 447–490.